Untersuchungen zum Bau der Keimpflanzen der Philydraceae und Pontederiaceae (Monocotyledoneae)

von

H.-J. TILLICH

Abstract:
TILLICH, H.-J.: Untersuchungen zum Bau der Keimpflanzen der Philydraceae und Pontederiaceae (Monocotyledoneae). - Sendtnera 2: 171-186. 1994. ISSN 0944 - 0178.

The seedling structure of members of *Philydrum, Philydrella* (Philydraceae) and *Eichhornia, Heteranthera, Monochoria, Pontederia* (Pontederiaceae) is described. Some systematic implications and morphological problems are discussed.

Einleitung

Der Merkmalsbestand der von Südost-Asien bis Australien verbreiteten Philydraceae (5 Arten in 4 Gattungen) und der pantropischen Pontederiaceae (34 Arten in 9 Gattungen) ist seit den grundlegenden Untersuchungen von HAMANN (1961, 1962, 1966) recht gut bekannt. Ausgenommen davon ist, wie bisher bei den meisten Monocotylen, die Kenntnis der Keimpflanzen.

Aus der kleinen Familie der Philydraceae ist bisher nur das hin und wieder in Botanischen Gärten kultivierte *Philydrum lanuginosum* im Keimlingsstadium untersucht worden. Als erster lieferte KLEBS (1885) eine Abbildung, die aber nur den Umriß einer sehr jungen Keimpflanze darstellt. Von einem etwas älteren Keimungsstadium lieferten VELENOVSKÝ (1913) eine Zeichnung, BOESEWINKEL & BOUMAN (1984) ein REM-Foto. Die weitere Entwicklung der Keimpflanze verfolgte BOYD (1932). Ihre Abbildungen lassen aber noch verschiedene morphologische Einzelheiten ungeklärt. Außerdem hat sie die Samenoberfläche falsch dargestellt, worauf schon HAMANN (1966) hingewiesen hat. Schließlich ist noch die Abbildung eines reifen Embryos durch KAPIL & WALIA (1965) zu erwähnen. Nach den Befunden von HAMANN (1966) sind die Embryonen der Philydraceen einander sehr ähnlich gebaut.

Keimlinge von Pontederiaceen sind bisher noch niemals abgebildet oder morphologisch analysiert worden. MIRBEL (1810) hat zwar schon einen aus dem Samen herauspräparierten Embryo von *Pontederia cordata* dargestellt, die postembryonale Entwicklung dieser Art aber nicht weiter verfolgt. Mehrere Autoren untersuchten ohne Angaben zum Keimlingsbau die Wirkung verschiedener Lagerungs- bzw. Keimungsbedingungen auf das Keimungsergebnis, so z. B. bei *Eichhornia crassipes* LUDWIG (1886), CROCKER (1907) und BARTON & HOTCHKISS (1951), bei *Heteranthera dubia* und *Pontederia cordata* MUENSCHER (1936) sowie WHIGHAM & SIMPSON (1982). Eine kurze, in Bezug auf morphologische Einzelheiten wenig ergiebige Beschreibung der Keimpflanze von *Eichhornia crassipes* lieferte SOLMS-LAUBACH (1883), seine Angaben wurden von GOEBEL (1891) und WEBER (1950) übernommen. PETTET (1964) beschreibt die Keimlinge lediglich als "small plants with acicular leaves".

Mit diesen insgesamt spärlichen Angaben läßt sich kein befriedigendes Bild vom Bau der Keimpflanzen in den beiden Familien gewinnen. In der vorliegenden Arbeit wird erstmals eine morphologische Analyse dieser Keimpflanzen dargestellt. Außerdem soll überprüft werden, ob auch in diesem Falle der durch die Keimpflanzen repräsentierte Merkmalskomplex zur Klärung systematischer Probleme mit herangezogen werden kann, wie dies in anderen Fällen erfolgreich gelungen ist (vgl. TILLICH 1985, 1995). Dabei geht es sowohl um die vermutete nahe Verwandtschaft beider Familien zueinander (vgl. DAHLGREN, CLIFFORD & YEO 1985) als auch um die Frage nach den nächstverwandten Sippen innerhalb der Monocotylen.

Material und Methoden

Die Samen für die vorliegenden Untersuchungen wurden vom Verfasser in Botanischen Gärten geerntet oder über den Saatguttausch der Botanischen Gärten bezogen. Für freundliche Unterstützung sei den Direktoren, Kustoden bzw. Revierleitern auch an dieser Stelle noch einmal herzlich gedankt. Folgende Herkünfte standen zur Verfügung:

Philydraceae:

Philydrum lanuginosum Banks et Sol. ex Gaertn.	Bot. Garten, TH Aachen
	Bot. Garten, TU Dresden
	Bot. Garten, Univ. Mainz
Philydrella pygmaea (R. Br.) Caruel	Kings Park, Perth

Pontederiaceae:

Eichhornia tricolor Seub.	Bot. Garten, Kopenhagen
Eichhornia paniculata (Spreng.) Solms	Bot. Garten, München
Heteranthera reniformis Ruiz et Pav.	Bot. Garten, TU Dresden
Monochoria vaginalis Presl	Bot. Garten, Univ. Bonn
	Palmengarten, Frankfurt/Main
Pontederia cordata L.	Bot. Garten, Univ. Bonn
	Bot. Garten, Univ. Mainz
	Bot. Garten, Univ. Palermo
Pontederia lanceolata Nutt.	Bot. Garten, Univ. Bonn

Den in dieser Arbeit abgebildeten Keimpflanzen der zum Vergleich herangezogenen Sippen liegen folgende Herkünfte zugrunde:

Typhaceae

Typha latifolia L.	Bot. Garten, PH Erfurt/Mühlhausen

Sparganiaceae

Sparganium emersum Rehmann	Bot. Garten, Univ. Frankfurt/M.

Juncaceae

Juncus gerardii Lois.	Bot. Garten, Univ. Helsinki

Xyridaceae

Xyris caroliniana Walter *var. major* (Mart.) Idrobo et Smith	Bot. Garten, München

Die Aussaat erfolgte in Petrischalen (20 x 5 cm) auf feuchtem Filterpapier (Aqua dest.), die Anzucht bei Raumtemperatur im Dauerlicht. Die Entwicklung der Keimpflanzen wurde bis zum Aufbrauchen der Nährstoffvorräte des Samens verfolgt. Die zum Teil sehr kleinen Keimpflanzen wurden zur Untersuchung jeweils in eine kleine, wassergefüllte, schwarze Plastic-Schale gegeben. Die morphologische Analyse und die Herstellung der Zeichnungen erfolgten am Stereomikroskop SM XX mit Zeicheneinrichtung (CARL ZEISS, JENA). Von

den meist sehr dichten Wurzelhals-Rhizoiden wurden in den Zeichnungen der Übersichtlichkeit halber nur einige in der Zeichenebene liegende angedeutet, um deren Position und Länge zu zeigen.
Als Belege werden FAA-fixierte Keimpflanzen in Ethanol (70%) aufbewahrt.

Beschreibung der Keimpflanzen

1. Philydraceae:

Philydrum lanuginosum keimt ohne Schwierigkeiten. Die Entwicklung beginnt mit dem Längenwachstum des Cotyledo-Oberblattes, wodurch die Embryobasis aus dem Samen heraustritt. Der vom inneren Integument gebildete Samendeckel wird dabei durch die enge Röhre, welche das am mikropylaren Pol stark verlängerte äußere Integument bildet, nach außen geschoben. Dieser mikropylare Fortsatz, die schraubig verlaufenden Zellreihen der Samenoberfläche sowie die deutlich abgesetzte Chalazakappe machen den Samen von *Philydrum* unverwechselbar (vgl. HAMANN 1966).

Das Cotyledo-Oberblatt ist bandförmig flach, lediglich der äußerste distale Bereich ist leicht verdickt und bildet den Übergang zu dem im Samen verbleibenden Haustorium, ohne daß die Blattränder auf die Oberseite übertreten. Sie laufen vielmehr seitlich auf dem zylindrischen Haustorium aus.

In dem in Abb. 1 A dargestellten frühen Keimungsstadium ist der Rand der Cotyledonarscheide nur als sehr schwacher Wall zu erkennen, welcher unterhalb der seichten Grube verläuft, in der das wenigzellige Apikalmeristem liegt. Dieser Scheidenrand beginnt, zusammen mit dem gesamten Cotyledo-Unterblatt, nach wenigen Tagen zu einer kurzen Cotyledonarscheidenröhre auszuwachsen. Schon in diesem Stadium wird deutlich sichtbar, daß sich der Rand der Cotyledonarscheide beiderseits in den Rand des flachen Oberblattes fortsetzt (Abb. 1 B). Die voll entwickelte Cotyledonarscheide ist becherförmig, wobei der dorsale Bereich als basale Fortsetzung des Oberblattes ergrünt, während der ventrale Bereich nur aus zwei direkt aufeinander liegenden Epidermen besteht und und als glasklare, sehr zarte Haut ausgebildet ist. Das gesamte Keimblatt erreicht eine Länge von 3,0 - 3,5 mm.

Aus der Cotyledonarscheide treten in rascher Folge drei bis vier Primärblätter hervor, die erst im Verlaufe der Keimung am Apikalmeristem angelegt werden (Abb. 2 A). Sie haben, mit Ausnahme des fehlenden Haustoriums, den gleichen äußeren Bau wie das Keimblatt und erreichen eine Länge von 5 - 8 mm. Die bandförmigen Primärblätter sind bis zur Spitze flach (Abb. 1 C). Wie sich der Übergang von diesen Primärblättern zu den ensiform-unifacialen Folgeblättern vollzieht, ist unbekannt.

Der Übergang vom Primärsproß zur Primärwurzel wird durch einen deutlich als Ringwulst hervortretenden Wurzelhals gekennzeichnet, der schon in einem frühen Keimungsstadium mit langen, dicht stehenden Wurzelhalsrhizoiden besetzt ist (Abb. 1 A, B). Die Primärwurzel hat ein begrenztes Wachstum und erreicht maximal 3 mm Länge. Sie trägt nur sehr vereinzelte Wurzelhaare. Der Zentralzylinder ist durch die farblose Rinde hindurch von außen deutlich sichtbar. Das gleiche Aussehen haben auch die ersten sproßbürtigen Wurzeln, die unter Bildung einer schwach entwickelten Coleorhiza dicht über dem Wurzelhals aus dem Innern hervorbrechen. Da die Primärachse der Keimpflanze völlig gestaucht bleibt, ist nicht zu entscheiden, ob diese achsenbürtigen Wurzeln dem Hypocotyl oder dem Cotyledonarknoten angehören (Abb. 1 B).

Die südwestaustralische *Philydrella pygmaea* besitzt Samen, die deutlich von *Philydrum* verschieden sind. Sie erreichen eine maximale Länge von 0,5 mm und sind damit nur etwa halb so groß wie die *Philydrum*-Samen. Die Zellreihen der Samenoberfläche verlaufen parallel zur Samen-Längsachse, und der Chalaza-Anhang besteht nur aus einer kleinen, dunkelbraunen

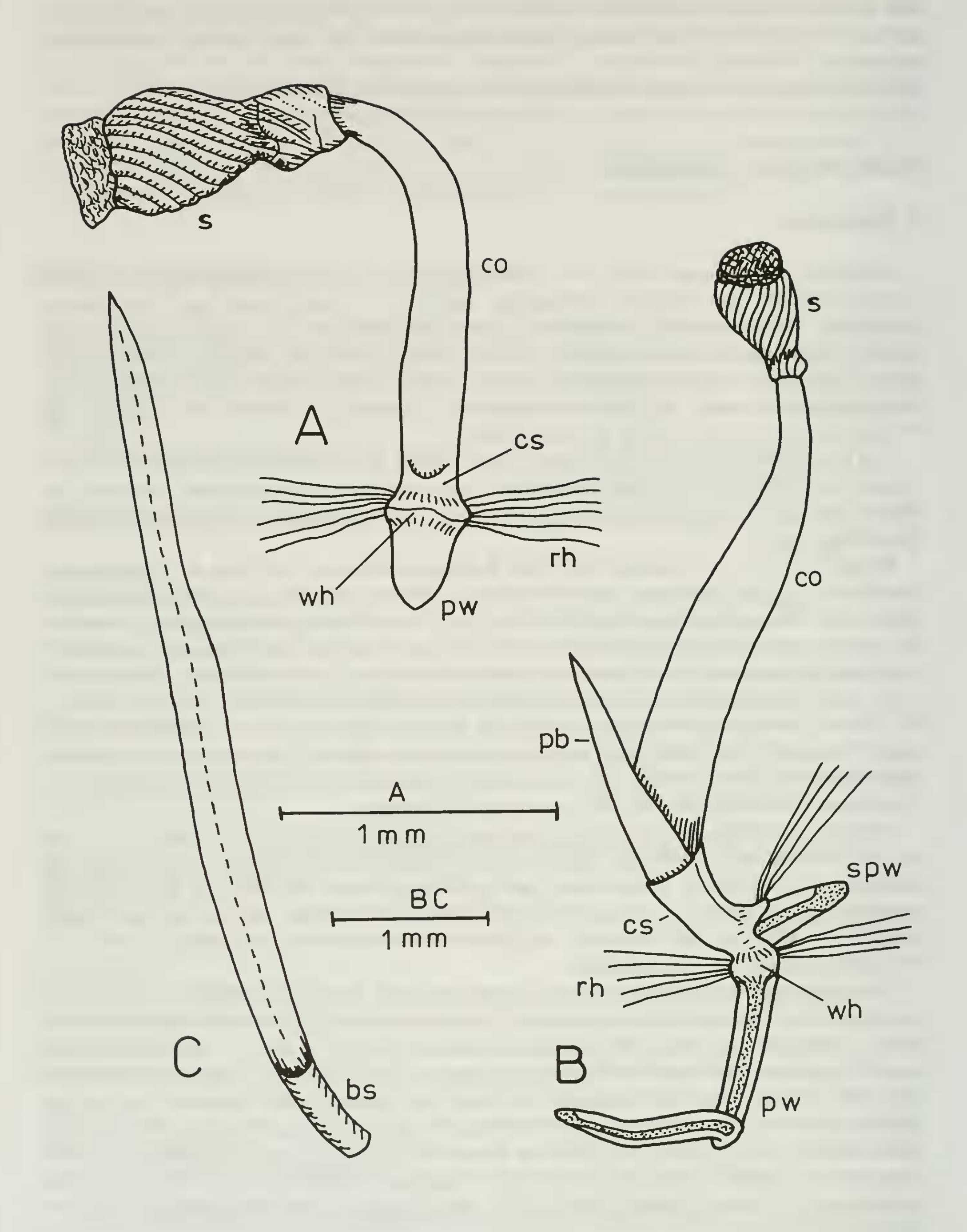


Abb. 1. *Philydrum lanuginosum*. A: Sehr junge Keimpflanze. B: Die Cotyledonarscheide hat sich gestreckt, das erste Primärblatt und die erste sproßbürtige Wurzel beginnen zu wachsen. C: Das voll entwickelte erste Primärblatt. bs: geschlossene Blattscheide des ersten Primärblattes, co: flaches Cotyledo-Oberblatt, cs: Cotyledonarscheide, pb: Primärblatt, pw: Primärwurzel, rh: Wurzelhals-Rhizoide, s: Same, spw: sproßbürtige Wurzel, wh: Wurzelhals.

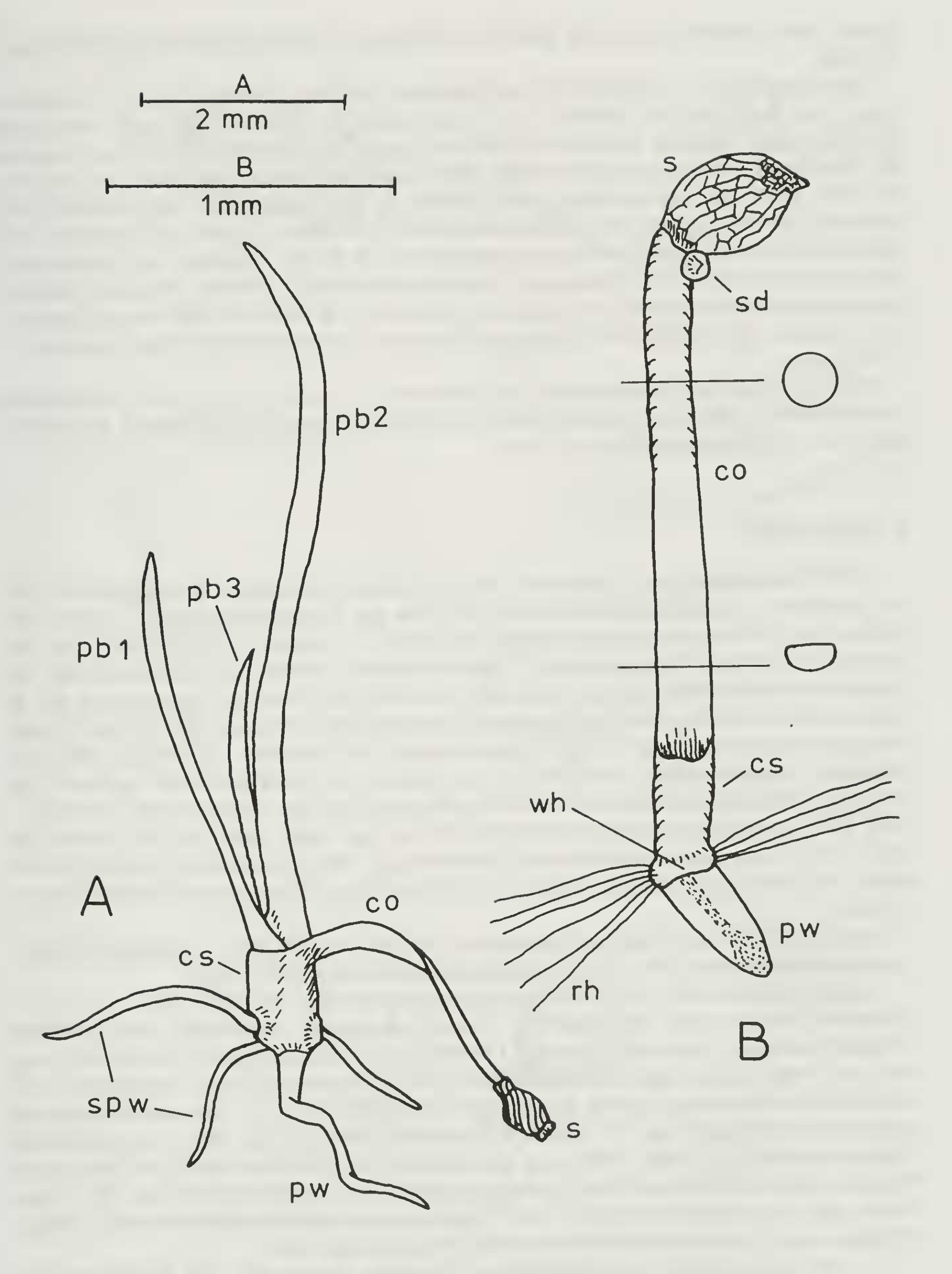


Abb. 2. Keimpflanzen von Philydraceen. A: *Philydrum lanuginosum*, voll entwickelte Keimpflanze. B: *Philydrella pygmaea*, junge Keimpflanze, der Cotyledo mit Angabe schematischer Querschnittsfiguren. co: Cotyledo-Oberblatt, cs: Cotyledonarscheide, pb: Primärblatt, pw: Primärwurzel, rh: Wurzelhals-Rhizoide, s: Same, sd: Samendeckel, spw: sproßbürtige Wurzel, wh: Wurzelhals.

Spitze. Damit werden die hierzu schon von HAMANN (1966) mitgeteilten Beobachtungen bestätigt.

Die Keimpflanzen von *Philydrella* sind, abgesehen von ihrer Kleinheit, in den Grundzügen denen von Philydrum sehr ähnlich. Auch bei *Philydrella* setzt sich der Rand der kurzen Cotyledonarscheidenröhre beiderseits in die Randkanten des Oberblattes fort. Das Oberblatt hat allerdings in seiner proximalen Hälfte einen halbkreisförmigen Querschnitt, da nur seine Oberseite flach, die Unterseite aber stark gewölbt ist. Etwa nach halber Länge beginnt sich auch die Oberseite aufzuwölben, so daß das Oberblatt in seinem distalen Teil drehrund wird, die Randkanten sind dann nicht mehr erkennbar (Abb. 2 B). Die Kleinheit des Objektes wird daran deutlich, daß die Oberfläche des Cotyledo nur von etwa 20 Reihen prosenchymatischer Epidermiszellen gebildet wird, von denen im Durchschnitt 8 Reihen auf der flachen Oberseite und 12 Reihen auf der gewölbten Unterseite liegen. Das Cotyledo-Oberblatt trägt insgesamt 5 - 8 Stomata.

Die Gestaltung der Primärachse und die Bewurzelung entsprechen völlig den Verhältnissen bei *Pilydrum.* Auffallend ist auch hier wieder die sehr lange und dichte Behaarung des Wurzelhalses mit Wurzelhalsrhizoiden (Abb. 2 B).

2. Pontederiaceae:

Eichhornia tricolor und E. paniculata besitzen einander sehr ähnliche Keimpflanzen, so daß sie gemeinsam besprochen werden können. Wie bei den Philydraceen beginnt auch hier die Keimung mit der Streckung des bandförmigen Cotyledo bis zu einer Länge von 4 - 5 mm. Die Kanten des Cotyledo-Blattrandes laufen seitlich auf dem zylindrischen Haustorium aus. Die Cotyledonarscheide bleibt zunächst sehr kurz. Das erste Primärblatt wächst frühzeitig aus ihr hervor, und erst nach seinem Erscheinen beginnt sie sich zu strecken (Abb. 3 A,B). Gleichzeitig entsteht auf der Oberseite des Cotyledo ein quer zur Blattachse verlaufendes sehr zartes Häutchen, welches seitlich Anschluß an den Rand der Cotyledonarscheide gewinnt. Ihre seitlichen Scheidenlappen sind farblos-durchsichtig und von sehr zarter Konsistenz (Abb. 3 B,C). Die Randkanten des Oberblattes setzen sich bis weit herab außen auf der Scheide fort. Das an der Grenze zwischen Scheide und Oberblatt quer über die Oberseite laufende und erst relativ spät entstehende Häutchen macht den Eindruck einer echten Ligula im Sinne TROLL's (1939).

Die Primärblätter sind ebenfalls bandförmig flach und besitzen eine geschlossene Scheide, die sich aufwärts in eine zarte, niedrige Ligularscheide fortsetzt (Abb. 3 D).

Das Hypocotyl ist bei *E. tricolor* als sehr kurzes Achsenstück erkennbar (Abb. 3 B), bei *E. paniculata* bleibt es unter den gegebenen Anzuchtbedingungen unentwickelt. Der Wurzelhals erscheint bei beiden Arten nur als scharfe Grenzlinie zwischen Sproß und Primärwurzel, trägt aber sehr lange und dichte Wurzelhalsrhizoide. Die Primärwurzel bringt demgegenüber nur sehr spärliche Wurzelhaare hervor. Sie erreicht eine Länge von 10 - 15 mm und neigt zu einem schraubig-windenden Wuchs, der aber nicht bei allen Individuen auftritt. Die erste sproßbürtige Wurzel entspringt bei beiden Arten aus dem Rücken der Cotyledonarbasis. Ihr folgen zwei weitere, rechts und links aus dem Cotyledonarknoten hervorbrechende Wurzeln. Die Coleorhizen sind nur schwach entwickelt. Die Länge der ersten sproßbürtigen Wurzeln erreicht mindestens das Doppelte der Primärwurzel. Alle Wurzeln sind weiß.

Die Keimpflanzen von *Heteranthera reniformis* sind denen von *Eichhornia* sehr ähnlich. Auch hier streckt sich das bandförmig flache Cotyledo-Oberblatt bis zu seiner maximalen Länge von ca. 2 mm, ehe die Streckung der Cotyledonarscheide und schließlich die Entwicklung der häutigen Ligularscheide einsetzt (Abb. 4). Die Ligula ist äußerst zart, glasklar durchsichtig und deshalb nur sehr schwer zu erkennen. Auch die linealisch-flachen Primärblätter besitzen eine häutige, geschlossene Ligularscheide.Ein Hypocotyl tritt äußerlich nicht in Erscheinung, der linienförmige Wurzelhals trägt sehr lange Rhizoide.

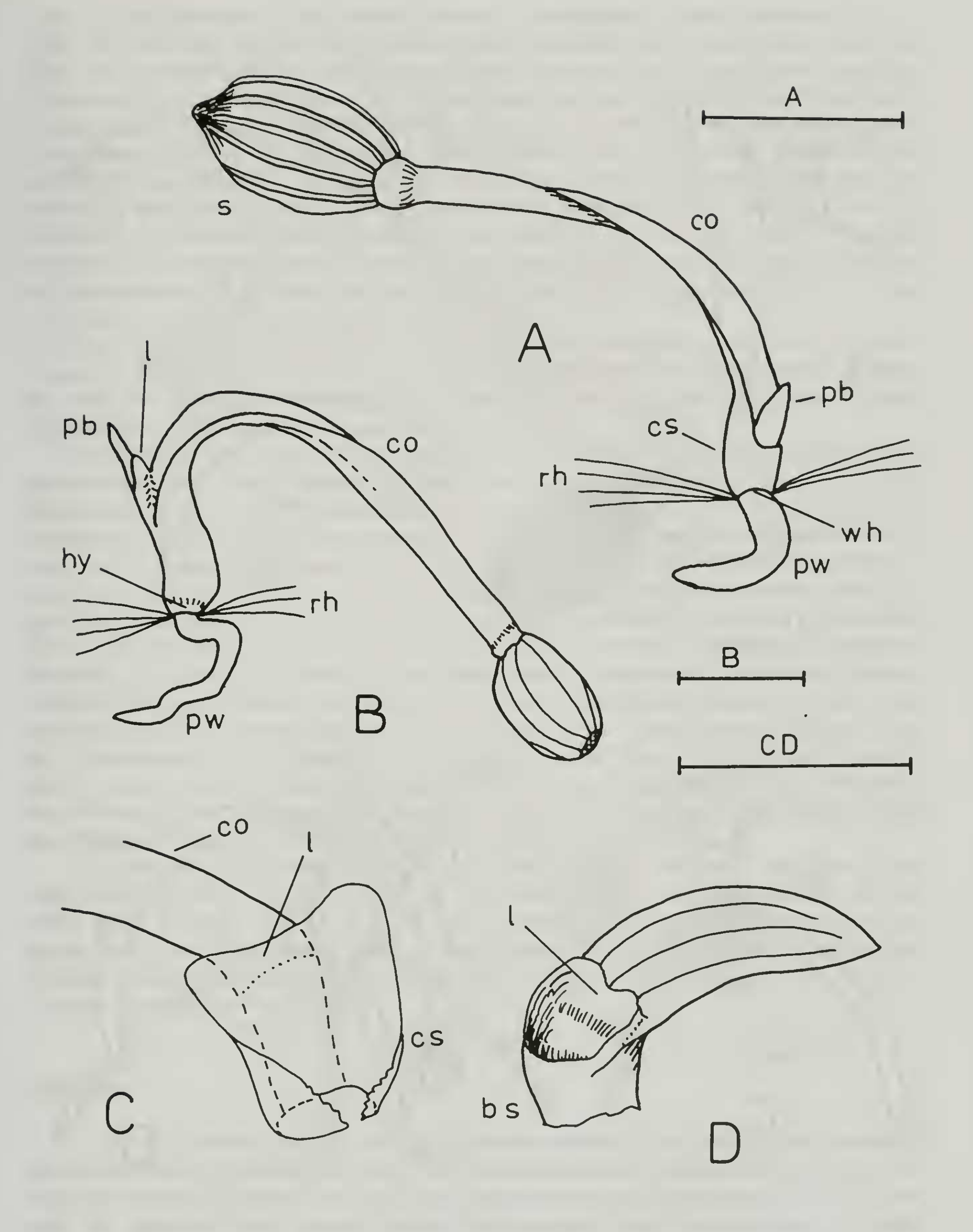


Abb. 3. Keimpflanzen von Pontederiaceen. A, C: *Eichhornia paniculata*. A: Junge Keimpflanze, die Ligula ist noch nicht entwickelt. C: Basis eines voll entwickelten Cotyledo, die Scheide ist ventral aufgerissen. B, D: *Eichhornia tricolor*. B: Keimpflanze mit bereits entwickelter Ligula. D: Das erste Primärblatt. bs: geschlossene Blattscheide des Primärblattes, co: flaches Cotyledo-Oberblatt, cs: Cotyledonarscheide, hy: Hypocotyl, l: Ligula, pb: Primärblatt, pw: Primärwurzel, rh: Wurzelhals-Rhizoide, s: Same, wh: Wurzelhals. - Maßbalken: 1 mm.

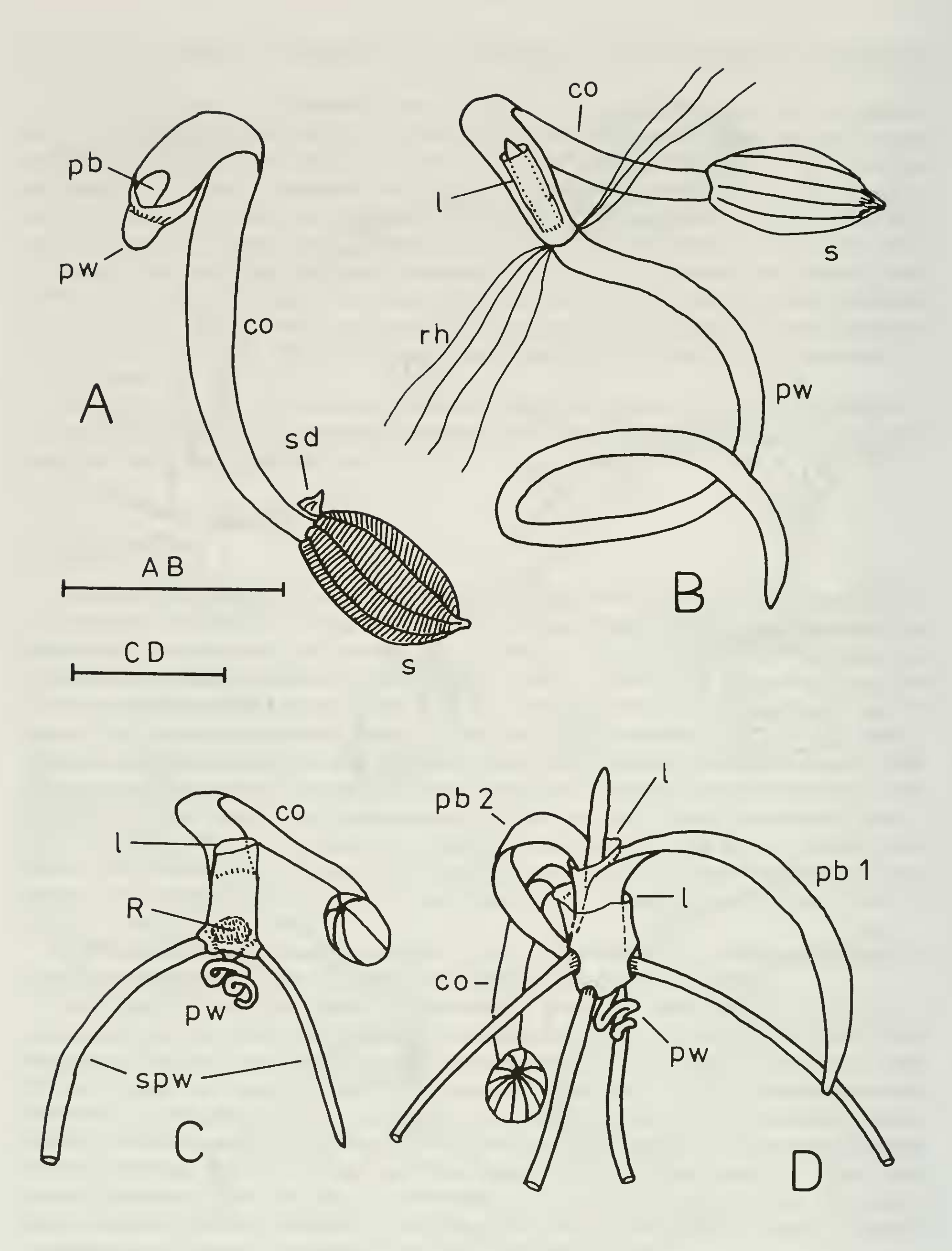


Abb. 4. *Heteranthera reniformis.* A: Sehr junge Keimpflanze, Cotyledo-Basis noch wenig differenziert. B: Etwas älteres Stadium, die Ligularscheide ist entwickelt. C: Keimpflanze, von der die Primärblätter abpräpariert wurden. Die Resektionsfläche (R) ist durch die glasklare Ventralseite der Cotyledonarscheide hindurch sichtbar. D: Voll entwickelte Keimpflanze. co: bandförmig flaches Cotyledo-Oberblatt, l: Ligula, pb: Primärblatt, pw: Primärwurzel, rh: Wurzelhals-Rhizoide, s: Same, sd: Samendeckel, spw: sproßbürtige Wurzel. - Maßbalken: 1 mm.

Bei der Primärwurzel ist die starke Tendenz zu schraubigem Wuchs auffallend (Abb. 4 C,D). Sie bleibt sehr kurz und wird schon bald von sproßbürtigen Wurzeln ergänzt, die die Basis der Cotyledonarscheide durchbrechen. Dabei kommt es nur selten zu einer deutlichen Coleorhiza-Bildung. Alle Wurzeln sind weiß und tragen nur spärliche, sehr dünne Wurzelhaare.

Monochoria vaginalis weicht im Keimlingsbau in einigen Punkten von den beiden bisher behandelten Gattungen ab. Das Cotyledo-Oberblatt ist dorsal und ventral aufgewölbt, die Randkanten sind dadurch abgerundet und nicht mehr so deutlich erkennbar. Bei manchen Individuen wird das Keimblatt nahezu drehrund, die Randkanten sind dann nur noch im proximalen Teil des Oberblattes mit Mühe zu erkennen (Abb. 5 C). Ein zweiter Unterschied besteht in der Entwicklung eines kurzen, aber deutlichen Hypocotyls. Schließlich fällt auf, daß die Cotyledobasis von den durch sie hindurchbrechenden sproßbürtigen Wurzeln stets zu einer deutlichen Coleorhizabildung angeregt wird (Abb. 5 B,C).

In allen übrigen Merkmalen stimmt der Keimling von *Monochoria* mit denen von *Eichhornia* und *Heteranthera* weitgehend überein. Die Primärblätter sind abgeflacht und besitzen, wie auch der Cotyledo, eine geschlossene Ligularscheide. Der Wurzelhals trägt lange Rhizoide, die Primärwurzel wächst meist nur sehr wenig in die Länge.

Die Keimpflanzen von *Pontederia cordata* und *P. lanceolata* sind nicht unterscheidbar, zeichnen sich aber durch mehrere Besonderheiten gegenüber allen anderen untersuchten Pontederiaceen aus. Die Keimung beginnt mit der Verlängerung der Cotyledonarscheide, während das Cotyledo-Oberblatt kurz bleibt und im Vergleich mit anderen Pontederiaceen nur wenig zur Photosyntheseleistung des Keimlings beitragen kann. Die Cotyledonarscheide ist geschlossen, ihre ventrale Seite ist farblos-durchscheinend, die dorsale Region wird massiv und grün. Die Scheidenränder treffen auf der Oberseite des Keimblattes zusammen, das Oberblatt ist drehrund und zeigt keinerlei Kanten (Abb. 6 B). Damit könnte der Cotyledo von *Pontederia* als unifacial angesprochen werden. Bei einzelnen Keimpflanzen reicht der farblose Scheidensaum sogar bis zur distalen Vereinigung der beiden Scheidenränder hinauf, so daß sie ein niedriges, quer über die topographische Oberseite verlaufendes Häutchen hervorbringen. Unter der Voraussetzung der Unifacialität des Oberblattes wäre dieses Häutchen nicht mehr als Ligula, sondern als ein medianer Scheidenlappen zu interpretieren (siehe die Ausführungen in der Diskussion). Im Gegensatz zum Cotyledo weisen die Primärblätter den für die Familie charakteristischen Bau mit Ligula und flachem Oberblatt auf (Abb. 6 C).

Weitere bemerkenswerte Merkmale des Keimlings sind das scharf abgesetzte, nicht ergrünende Hypocotyl und der deutlich als Ringwulst hervortretende Wurzelhals, der nur mäßig lange Rhizoide trägt (Abb. 6 A). Die Primärwurzel erreicht höchstens etwa 2 mm Länge, bleibt aber meist auf dem Stadium der Wurzelanlage stehen. Die ersten sproßbürtigen Wurzeln brechen zahlreich und unter Bildung deutlicher Coleorhizen aus der Basis der Cotyledonarscheide hervor.

Diskussion

Die vergleichende Analyse der Keimpflanzen deutet auf eine nahe Verwandtschaft der Pontederiaceae und Philydraceae hin. Zu den bemerkenswerten Gemeinsamkeiten gehört vor allem der Bau des Cotyledo. Ein linealisches, grünes, dorsiventral abgeflachtes Cotyledo-Oberblatt ist außerhalb dieser beiden Familien äußerst selten. Einige Melanthiaceen (*Metanarthecium, Aletris*) sind zwar auf den ersten Blick ähnlich, ihr Cotyledo unterscheidet sich aber durch eine ringsum ergrünende Scheide und vor allem durch das nur wenig abgesetzte Haustorium, welches nach dem Aufbrauchen des Endosperms und dem Abwurf der Samenschale ergrünt. Die Kombination des bandförmig flachen Oberblattes mit einem deutlich abgesetzten, nicht ergrünungsfähigen Haustorium und einer auf der Ventralseite zarthäutig-farblosen Scheide ist nur bei den beiden hier untersuchten Familien bekannt, weshalb sie mit ihrem

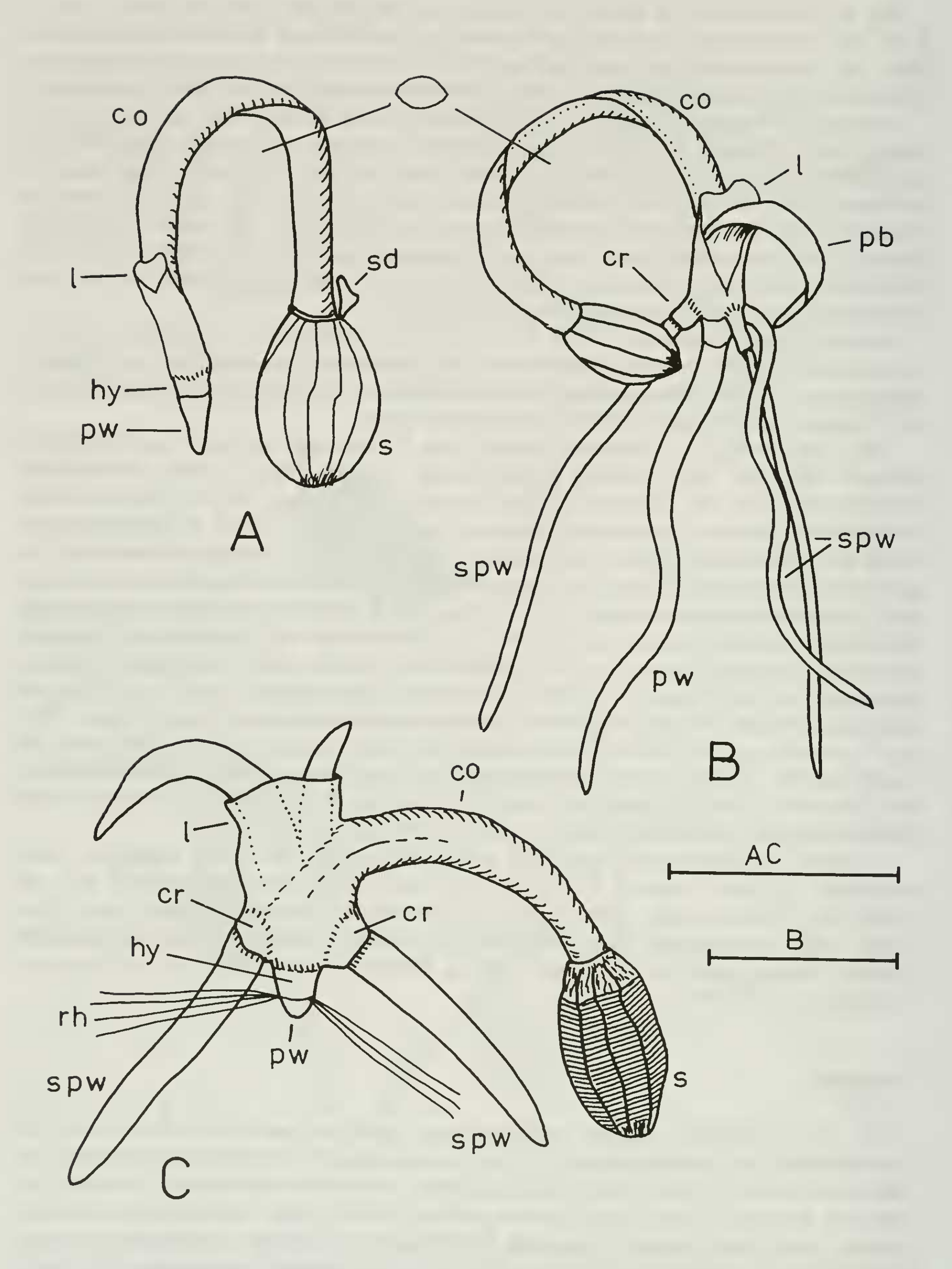


Abb. 5. *Monochoria vaginalis*. A: Junge Keimpflanze, Cotyledo mit schematisierter Querschnittsfigur. B: Älteres Stadium, beachte die deutlichen Coleorhizen der sproßbürtigen Wurzeln! C: Pflanze mit nahezu zylindrischem Cotyledo-Oberblatt. co: Cotyledo-Oberblatt, cr: Coleorhiza, hy: Hypocotyl, l: Ligularscheide, pb: Primärblatt, pw: Primärwurzel, rh: Wurzelhals-Rhizoide, s: Same, sd: Samendeckel, spw: sproßbürtige Wurzel. - Maßbalken: 1 mm.

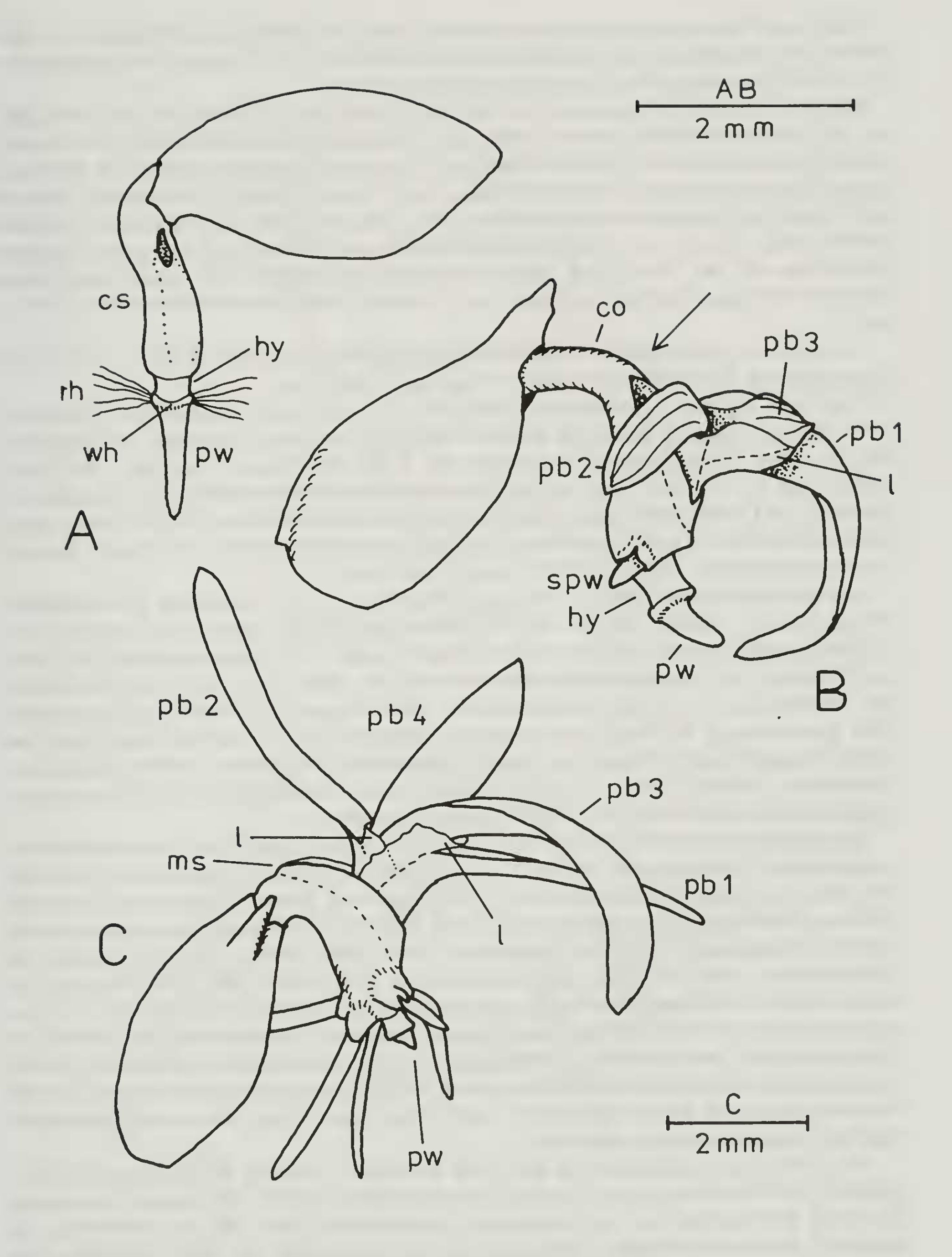


Abb. 6. *Pontederia cordata*. A: Junge Keimpflanze. B: Älteres Stadium, der Pfeil weist auf die zusammenlaufenden Ränder der Cotyledonarscheide. C: Keimpflanze, deren Cotyledo einen niedrigen medianen Scheidenlappen entwickelt hat. co: Cotyledo-Oberblatt, cs: Cotyledonarscheide, hy: Hypocotyl, l: Ligula, ms: medianer Scheidenlappen, pb: Primärblatt, pw: Primärwurzel, rh: Wurzelhals-Rhizoide, spw: sproßbürtige Wurzel, wh: Wurzelhals.

Keimpflanzen-Syndrom eine gut charakterisierte Gruppe der Monocotylen darstellen. Die Ähnlichkeit der postembryonalen Stadien fügt sich nahtlos an die von HAMANN (1964) aufgezeigte große Übereinstimmung in embryologischen Merkmalen an.

Innerhalb der Bromeliiflorae im Sinne von DAHLGREN et al. (1985) sind nur die Keimpflanzen der Typhales denen der Pontederiaceae und Philydraceae vergleichbar. Bei *Typha* besteht allerdings kein Zweifel am unifacialen Bau des Keimblattes. Die gesamte Gestaltung des Keimblattes, des Hypocotyls und des Wurzelhalses, die Art und Weise der Bewurzelung und auch die Kleinheit der Keimpflanzen stimmen dagegen gut mit den beiden hier untersuchten Familien überein (Abb. 8 B). In den Typhales deutet *Sparganium* mit der Verkürzung des Cotyledo-Oberblattes und der Ausbildung eines medianen Scheidenlappens oder sogar einer kurzen Coleoptile eine ganz ähnliche Tendenz an wie *Pontederia* innerhalb der Pontederiaceae (Abb. 7 B).

Außerhalb der Bromeliiflorae weisen die Keimpflanzen von Juncaceen (*Juncus, Prionium*) eine auffallende Ähnlichkeit mit denen von Typha auf (Abb. 8 A).

Von den Familien der Commelinales kommen weder die Commelinaceae (incl. *Cartonema*) noch die Eriocaulaceae bezüglich des Keimlingsbaues als nahe Verwandte in Frage (vgl. TILLICH 1995). Dagegen sind Beziehungen zu *Xyris* (Xyridaceae) erkennbar. Aus dieser großen Gattung sind aber erst wenige Keimpflanzen untersucht worden. Diese besitzen ein bifaciales, im Umriß lanzettliches, grünes Keimblatt. Die Cotyledonarscheide ist zwar ventral offen, entwickelt aber große, zarthäutig-farblose Scheidenlappen (Abb. 7 A). Bereits das erste Primärblatt weist den charakteristischen ensiformen Bau auf.

Aus morphologischer Sicht ist die Frage nach der Uni- oder Bifacialität der Keimblätter interessant. Der Theorie nach ist die Unterscheidung einfach. Ohne jeden Zweifel ist die Cotyledonarscheide, wie jede Blattscheide, bifacial gebaut. Die Kante zwischen ihrer Ober- und Unterseite stellt den morphologischen Blattrand dar. Setzt sich dieser Rand beiderseits auf das Oberblatt fort, so ist auch dieses bifacial. Laufen dagegen die Ränder auf der adaxialen Seite zusammen, so ist definitionsgemäß das Oberblatt unifacial, und zwar unabhängig von seiner Querschnittsform. Bis auf ganz wenige Ausnahmen ist mit diesen einfachen Kriterien zu entscheiden, ob ein Cotyledo-Oberblatt unifacial oder bifacial gebaut ist. Zu den seltenen Ausnahmefällen gehören die Keimblätter der Pontederiaceen.

Bei Philydrum spricht alles für einen bifacialen Bau. Auch Philydrella ist noch als bifacial zu interpretieren. Allerdings sind die Ränder des Oberblattes in seinem distalen Teil nicht mehr erkennbar, man muß diesen Bereich als bifaciales Rundblatt werten. Wenn man sich vorstellt, daß die Aufwölbung der Oberseite bereits an der Basis des Oberblattes einsetzte, so wäre am Oberblatt überhaupt kein Blattrand erkennbar. Genau diese Tendenz setzt sich innerhalb der Pontederiaceen durch. Während bei *Eichhornia* und *Heteranthera* das Oberblatt noch flach bleibt, neigt es bei *Monochoria* bereits stark zur Abrundung des Querschnitts, und bei *Pontederia* ist keine Spur von Randkanten am Oberblatt erkennbar. Zusätzlich wird die Deutung des Blattbaues durch jene zarthäutige Verlängerung der Cotyledonarscheide erschwert, die oben als Ligula bzw. Ligularscheide bezeichnet wurde. Diese Terminologie geht davon aus, daß das Oberblatt bifacial ist, wobei es von einem bandförmig flachen Organ bis zu einem kantenlosen bifacialen Rundblatt gestaltet sein kann.

Mit gleich guten Argumenten ist aber auch eine andere Deutung möglich: Das Cotyledo-Oberblatt der Pontederiaceen ist unifacial, seine Gestaltung reicht vom normalen unifacialen Rundblatt (*Pontederia*) bis zum dorsiventral abgeflachten Organ wie bei *Eichhornia*. Die seitlichen Kanten des flachen Oberblattes hätten dann nichts mit dem morphologischen Blattrand zu tun. Die röhrige Verlängerung der Cotyledonarscheide wäre in diesem Falle eine Coleoptile.

Beweisbar scheint keine dieser beiden Interpretationen zu sein. Es empfiehlt sich deshalb, die Cotyledonen der Pontederiaceen weder dem unifacialen noch dem bifacialen Typ zuzuordnen, sondern diese Frage vorerst offen zu lassen. Interessanterweise besteht das gleiche Problem bei den Folgeblättern. Die Meinungen über deren morphologische Interpretation

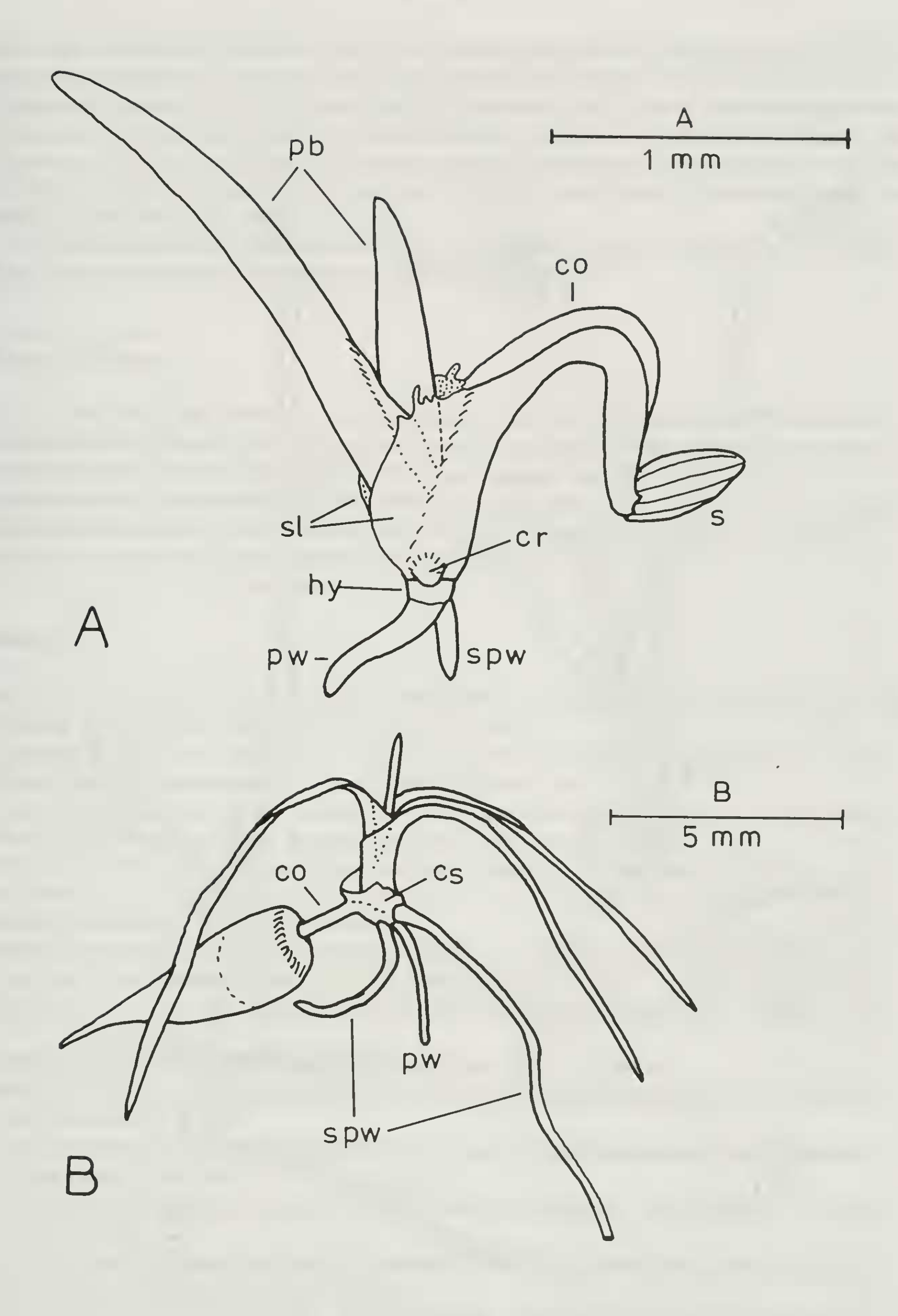


Abb. 7. Keimpflanzen mit Ähnlichkeiten zu den Pontederiaceae und Philydraceae. A: *Xyris caroliniana var. major*, beachte den bifacialen Cotyledo! B: *Sparganium emersum*, die Cotyledonarscheide ist ventral aufgerissen. co: Cotyledo-Oberblatt , cr: Coleorhiza (noch nicht durchbrochen), cs: Cotyledonarscheide, hy: Hypocotyl, pb: Primärblatt, pw: Primärwurzel, sl: glasklar durchsichtige Scheidenlappen, spw: sproßbürtige Wurzel.

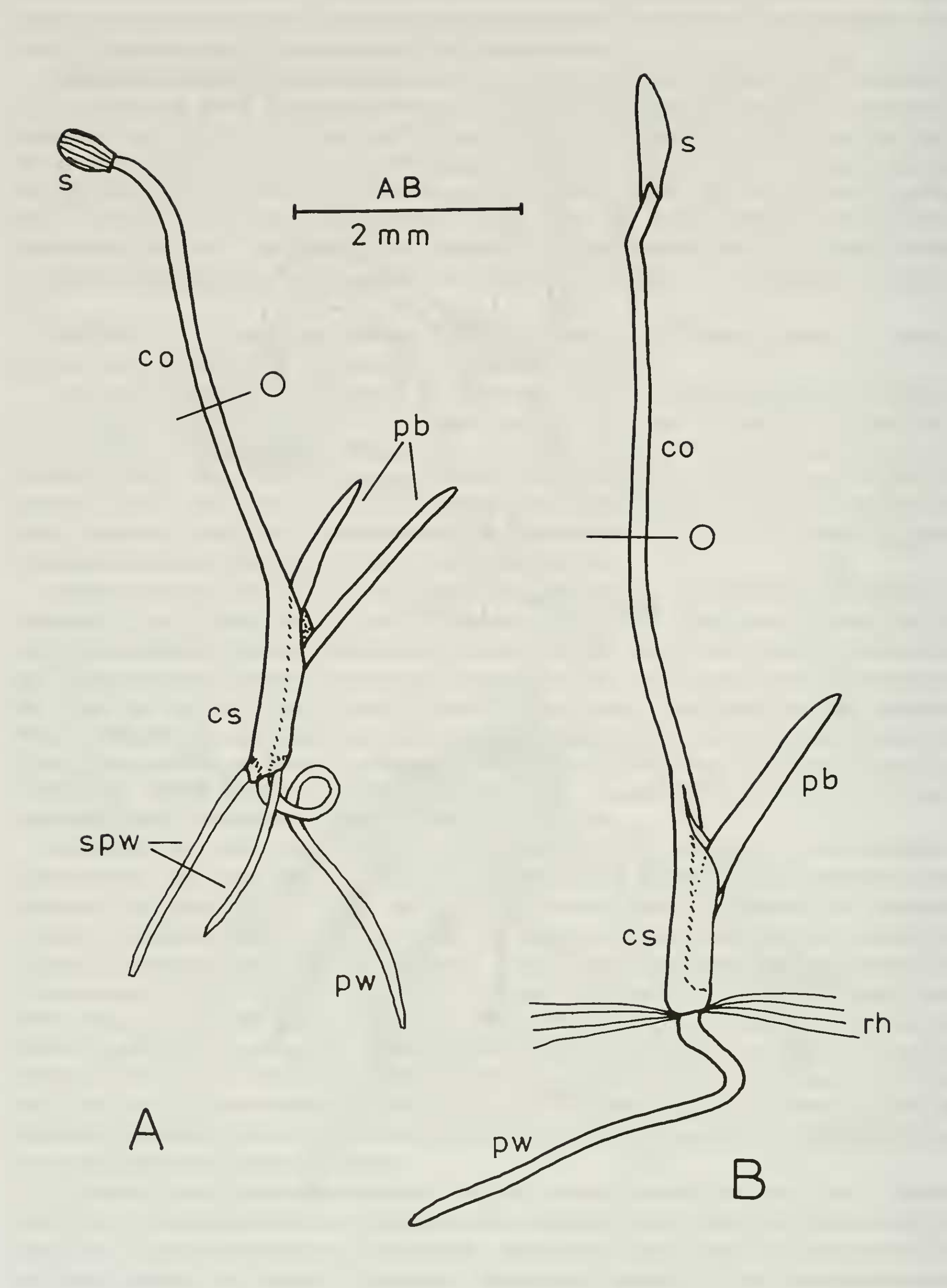


Abb. 8. Keimpflanzen mit Ähnlichkeiten zu den Pontederiaceae und Philydraceae. A: *Juncus gerardii*. B: *Typha latifolia*. co: unifaciales Cotyledo-Oberblatt mit Angabe einer schematischen Querschnittsfigur, cs: Cotyledonarscheide, pb: Primärblatt, pw: Primärwurzel, rh: Wurzelhals-Rhizoide, s: Same, spw: sproßbürtige Wurzel.

gehen sehr auseinander. Das hat auch zu der bemerkenswerten Konfusion bei den für die basalen Blattanhängsel verwendeten Begriffen geführt (vgl. DOMIN 1911, v. GAISBERG 1922, SCHALSCHA-EHRENFELD 1941, WEBER 1950, RUTISHAUSER 1983). Dringend erforderlich wäre die Untersuchung der Blattfolge an Jungpflanzen beider Familien, um bei den Philydraceen den Übergang von den linealisch-flachen Primärblättern zu den schwertförmigen Folgeblättern und z. B. bei *Eichhornia crassipes* den Übergang von den bandförmigen Primärblättern zu den typisch gegliederten Folgeblättern zu studieren.

Die im beschreibenden Teil dieser Arbeit verwendeten Begriffe "Ligula" und "Ligularscheide" wurden nur im Sinne von Termini technici benutzt.

Zusammenfassung

Es werden die Keimpflanzen aus den Gattungen *Philydrum* und *Philydrella* (Philydraceae) sowie *Eichhornia, Heteranthera, Monochoria* und *Pontederia* (Pontederiaceae) beschrieben. Beide Familien bilden eine klar abgegrenzte Gruppe innerhalb der Monocotylen. Als nächstverwandte Familien bezüglich des Keimpflanzenbaues kommen entweder die Typhaceae und Juncaceae oder die Xyridaceae in Frage. Die Cotyledonen der Pontederiaceae sind nicht eindeutig dem unifacialen oder bifacialen Typ zuzuordnen.

Literatur

BARTON, L.V. & HOTCHKISS, J.E. 1951: Germination of seeds of *Eichhornia crassipes* Solms. - Contr. Boyce Thompson Inst. Pl. Res. 16: 215-220.

BOESEWINKEL, F.D. & BOUMAN, F. 1984: The Seed: Structure. In JOHRI, B.M. (ed.): Embryology of Angiosperms. - Berlin-Heidelberg-New York, S. 567-610.

BOYD, L. 1932: Monocotylous seedlings. Morphological studies in the post-seminal development of the embryo. - Trans. & Proc. Bot. Soc. Edinburgh 31: 5-224.

CROCKER, W. 1907: Germination of seeds of water plants. - Bot. Gaz. 44: 375-380.

DAHLGREN, R.M.T., CLIFFORD, H.T. & YEO, P.F. 1985: The families of Monocotyledons. - Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo.

DOMIN, K. 1911: Morphologische und phylogenetische Studien über die Stipularbildungen. - Ann. Jard. Bot. Buitenzorg 24: 117-326, Tafeln XXIII - XXXIII.

GAISBERG, E. v. 1922: Zur Deutung der Monokotylenblätter als Phyllodien. - Flora 115: 177-190.

GOEBEL, K. 1889: Pflanzenbiologische Schilderungen. Teil 1. Marburg.

HAMANN, U. 1961: Merkmalsbestand und Verwandtschaftsbeziehungen der Farinosae. - Willdenowia 2: 639-768.

- 1962: Weiteres über Merkmalsbestand und Verwandtschaftsbeziehungen der "Farinosae". - Willdenowia 3: 169-207

- 1964: Embryologie und Systematik am Beispiel der Farinosae. - Ber. Deutsch. Bot. Ges. 77: (45) - (54).

- 1966: Embryologische, morphologisch-anatomische und systematische Untersuchungen an Philydraceen. - Willdenowia, Beih. 4: 3-178.

KAPIL, R.N. & WALIA, K. 1965: The embryology of *Philydrum lanuginosum* Banks ex Gaertn. and the systematic position of the Philydraceae. - Beitr. Biol. Pflanzen 41: 381-404.

KLEBS, G. 1885: Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung. - Unters. Bot. Inst. Tübingen 1(4): 536-635.

LUDWIG, F. 1886: Über durch Austrocknen bedingte Keimfähigkeit der Samen einiger Wasserpflanzen. - Biol. Centralbl. 6: 299-300.

MIRBEL, C.F. 1810: Examen de la division des végétaux en endorhizes et exorhizes. - Ann. Mus. Natl. Hist. Nat. 16: 419-458, Tafeln 16-19.
MUENSCHER, W.C. 1936: Storage and germination of seeds of aquatic plants. - Cornell Univ. Agric. Exp. Sta., Bull. 652: 1-17.
PETTET, A. 1964: Seedlings of *Eichhornia crassipes*: a possible complication to control measures in the Sudan. - Nature 201: 516-517.
RUTISHAUSER. R. 1983: *Hydrothrix gardneri*: Bau und Entwicklung einer eigenartigen Pontederiacee. - Bot. Jahrb. Syst. 104: 115-141.
SCHALSCHA-EHRENFELD, M. v. 1940: Sproß-Vegetationspunkt und Blattanlage bei einigen monokotylen Wasserpflanzen. - Planta 31: 448-477.
SOLMS-LAUBACH, H. Graf zu 1883: Pontederiaceae. - In: DE CANDOLLE, A. & C. (Hrsg.): Monographiae Phanerogamarum IV: 501-535.
TILLICH, H.-J. 1985: Keimlingsbau und verwandtschaftliche Beziehungen der Araceae. - Gleditschia 13: 63-73.
- 1992: Bauprinzipien und Evolutionslinien bei monocotylen Keimpflanzen. - Bot. Jahrb. Syst. 114: 91-132.
- 1995: Seedlings and systematics in Monocotyledons. - In: RUDALL, P.J., CRIBB, P., CUTLER, D.F. & HUMPHRIES, C.J. (Eds.): Monocotyledons: Systematics and evolution. Publ. by Roy. Bot.Gard. Kew. (im Druck).
TROLL, W. 1939: Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. 1. Band. Vegetationsorgane. 2. Teil. Berlin.
VELENOVSKÝ, J. 1913: Vergleichende Morphologie der Pflanzen. IV. Teil (Supplement). Prag.
WEBER, H. 1950: Morphologische und anatomische Studien über *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms. - Akad. Wiss. Abh. Math.-Naturwiss. Kl. 1950 (6), 135-161.
WHIGHAM, D.F. & SIMPSON, R.L. 1982: Germination and dormancy studies of *Pontederia cordata* L. - Bull. Torrey Bot. Club 109: 524-528.

Adresse des Verfassers:
Prof. Dr. Hans-Jürgen TILLICH., Institut für Systematische Botanik der Universität München, Menzingerstraße 67, D-80638 München.